DER BLÜTENSTAND UND DIE BLÜTE VON KORTHALSELLA DACRYDII

von

Dr. J. C. MEKEL †

Arbeit aus dem Botanischen Institut der Reichsuniversität Groningen.

Als JOHANNES CHRISTOFFER MEKEL am 24. Oktober 1934 in Utrecht verschied, hinterliess er Notizen, Präparate und Zeichnungen einer Untersuchung, mit welcher er sich seit seiner Promotion (5. Juli 1933) auf meine Anregung befasst hatte und welche er in der Hauptsache beendigt hatte. Er hatte mir die Ergebnisse schon früher an der Hand seiner Präparate gezeigt und darüber auf der Versammlung des Niederländischen Botanischen Vereins am 7. Juli 1934 kurz berichtet. Die Veranlassung zu dieser Untersuchung und das Hauptresultat teilte ich schon an anderer Stelle (Rec. trav. bot. néerl., 31, p. 758) mit. Obgleich MEKEL keinerlei Manuskript hinterlassen hat, und somit die Form dieser Publikation ganz von mir stammt, erachte ich es gleichwohl als meine Pflicht, die von MEKEL erzielten Resultate unter seinem Namen zu publizieren.

B. H. DANSER.

§ 1. **Das Ziel der Untersuchung** war den Bau des Blütenstandes und der Blüten von *Arceuthobium Dacrydii* RIDLEY zu ermitteln und festzustellen, ob diese Pflanze wirklich ein *Arceuthobium* ist oder, wie eine oberflächliche Untersuchung des Blütenstandes es vermuten liess, eine *Korthalsella*; und falls letzteres sich wirklich als richtig herausstellen sollte, weiter festzustellen, wie der Bau des Andrözeums dieser Art ist, welches für Arten dieser Gattung von VAN TIEGHEM, HAYATA und LECOMTE in verschiedener Weise beschrieben wird.

§ 2. **Material und Methode.** Das Material zu dieser Untersuchung stammte von Pflanzen, welche 1931 von Zweigen von *Podocarpus imbricata* BLUME im Walde des Naturreservates Tjibodas auf dem Gunung Gedé in Westjava gesammelt wurden, und zwar teilweise von F. W. WENT oder C. G. G. J. VAN STEENIS s.n. (vgl. Bull. Jard. Bot. Buitenz., ser. 3, 11, p. 456) und teilweise von W. M. DOCTERS VAN LEEUWEN (No. 14166). Die letzteren wurden freundlichst vom Sammler aus seinen Privatsammlungen zur Verfügung gestellt. Die spezifische Identität mit dem ursprünglichen *Arceuthobium Dacrydii* wurde durch erneute Vergleichung mit dessen Typus, der sich im Besitze des Bota-

nischen Gartens zu Singapore befindet und nochmals gütigst von der Direktion dieses Institutes für unsern Zweck zugesandt wurde, festgestellt.

Von beiden Einsammlungen wurden Stengelspitzen in der gewöhnlichen Weise aus dem Laboratoriumsalkohol über absoluten Alkohol und Xylol in Paraffin übergeführt, dann mit dem Mikrotom auf eine Dicke von 10 μ geschnitten und auf Objektgläser nach Färbung mit Eisenhämatoxylin unter Deckgläsern in Kanadabalsam eingeschmolzen. Es wurden 47 Präparate gewonnen und mit den Nummern 401 bis 447 versehen. Die Präparate 416 bis 447 stammen vom Material Docters van Leeuwen's (Nr. 14166) und sind, weil sie besser waren als die anderen, allein für diese Publikation benutzt worden. Alle werden jetzt in den Sammlungen des Botanischen Laboratoriums der Reichsuniversität Groningen aufbewahrt.

§ 3. **Der Bau des Blütenstandes,** wie er sich aus den Präparaten herausgestellt hat, stimmt weitgehend mit dem von *Korthalsella,* welche Van Tieghem (Bull. Soc. Bot. Fr., 43, p. 84) beschreibt, überein. Nachdem sich zuerst eine einzige axilläre Blüte gebildet hat, entwickeln sich bald, erst kollateral, dann auch serial, aber immer nur in der Richtung der Braktee, Adventivknospen, welche anfangs in deutlichen Reihen, später aber unregelmässig gestellt sind. Diesen Adventivknospen fehlen selbstverständlich Brakteen, und auch Vorblätter sind nicht anwesend; es finden sich jedoch zwischen den Blüten eigentümliche Haare, welche sogar dann und wann die Zwischenräume zwischen den Blüten gänzlich ausfüllen.

Es zeigt sich jedoch ein einziger wesentlicher Unterschied mit der Beschreibung Van Tieghem's. Während Van Tieghem erwähnt, dass die Blüten der von ihm beobachteten Blütenstände grösstenteils, und dann und wann sogar ausschliesslich, männlich waren, ist bei unserer Pflanze einzig die erste axilläre Blüte männlich, während alle später gebildeten Knospen nur weibliche Blüten liefern. Der Stand des männlichen Perigons ist immer nach $\frac{2}{1}$.

§ 4. **Der Bau der männlichen Blüte von Korthalsella nach früheren Untersuchungen.** Die männliche Blüte von *Korthalsella* ist zum ersten Mal von Van Tieghem beschrieben worden (Bull. Soc. Bot. Fr., 43, p. 84). Dieser Forscher hat speziell *Korthalsella Remyana* von den Sandwich-Inseln untersucht und beschreibt sie folgendermassen.

„La fleur mâle a trois sépales, orientés diversement suivant les fleurs, le plus souvent suivant $\frac{2}{1}$, parfois aussi suivant $\frac{1}{2}$, avec des positions intermédiaires. Chaque sépale porte à sa base une anthère

sessile sans faisceau libéroligneux propre, munie de deux sacs polliniques qui s'ouvrent par deux fentes longitudinales pour mettre en liberté un pollen formé de grains ovales à trois plis."

Von den nahe verwandten Gattungen *Bifaria* und *Heterixia* beschreibt VAN TIEGHEM die Blüten nicht und er erwähnt auch nicht, welche Arten dieser Gattungen er untersucht hat. Er sagt nur, dass die Infloreszenzen und Blüten gar nicht von denen der Gattung *Korthalsella* verschieden sind (l.c. p. 165 und 178). Dies ist der Grund, weshalb ENGLER (Nat. Pflanzenfam., Nachtr., p. 138) die Gattungen *Korthalsella, Bifaria* und *Heterixia* unter dem ersteren Namen vereinigt hat.

Bei dem japanischen *Viscum Opuntia* oder *V. japonicum* THUNB., welches VAN TIEGHEM in seine Gattung *Bifaria* und ENGLER darum in die Gattung *Korthalsella* stellt, beobachtete HAYATA eine andere Struktur und Stellung der Staubblätter und gründete deshalb auf diese Pflanze die neue Gattung *Pseudixus*. Er sagt (Bot. Mag. Tokyo, 29, p. 33): „stamens are arranged alternately to the lobes of the perianth, and anthers are two-celled, perfectly uniting with one another at the center of the flower, but quite free from the perianth-lobes, and bursting when mature in the connate suture or opening with a single central pore." An anderer Stelle (Ic. pl. Formosan., 5, p. 189) gibt er auch Abbildungen von männlichen Blüten, welche auf der Oberseite des Synandriums drei radial verlaufende Spalten zeigen, die sich von der Mitte aus ziemlich weit in der Richtung der Mittelnerven der Tepalen erstrecken. Falls diese Spalten wirklich die Grenzen zwischen den Antheren vorstellen sollten, wie HAYATA es sich anscheinend vorstellt, so würden die Antheren wirklich mit den Perigonlappen alternieren, und es würde dann sogar Grund vorhanden sein, um *Pseudixus* zu einer andern Familie zu stellen.

LECOMTE fand nun, dass weder HAYATA noch VAN TIEGHEM die männliche Blüte von *Korthalsella* richtig beschrieben haben. Er sagt (Bull. Mus. Hist. Nat., 22, p. 262):

„En réalité, la fleur mâle, entourée par trois lobes triangulaires, renferme non pas des étamines libres, mais un synandre hémisphérique composé de six sacs polliniques et occupant le milieu de la fleur, sans aucune connexion avec les lobes. Ce synandre est pourvu, à son sommet, d'un pore par lequel s'échappera le pollen (ce qui est facile de constater sur des fleurs quelque peu avancées). Les sacs sont contigus et soudés à leur base vers le centre; mais plus haut se trouve un intervalle dont le pore occupe le sommet."

„En aucun cas et chez aucun échantillon, même chez des fleurs à

lobes largement écartés, je n'ai observé d'étamines séparées, mais toujours et sans exception le synandre dont j'ai déjà parlé."

„Ce synandre étant formé de 6 sacs polliniques (2 par lobe), on comprend qu'il soit loisible à l'observateur, et avec la même raison, d'admettre que ces sacs correspondent deux par deux aux lobes et qu'ils leur sont superposés (van Tieghem), ou bien que les paires correspondent aux intervalles et sont par conséquent alternes avec les lobes (Hayata)."

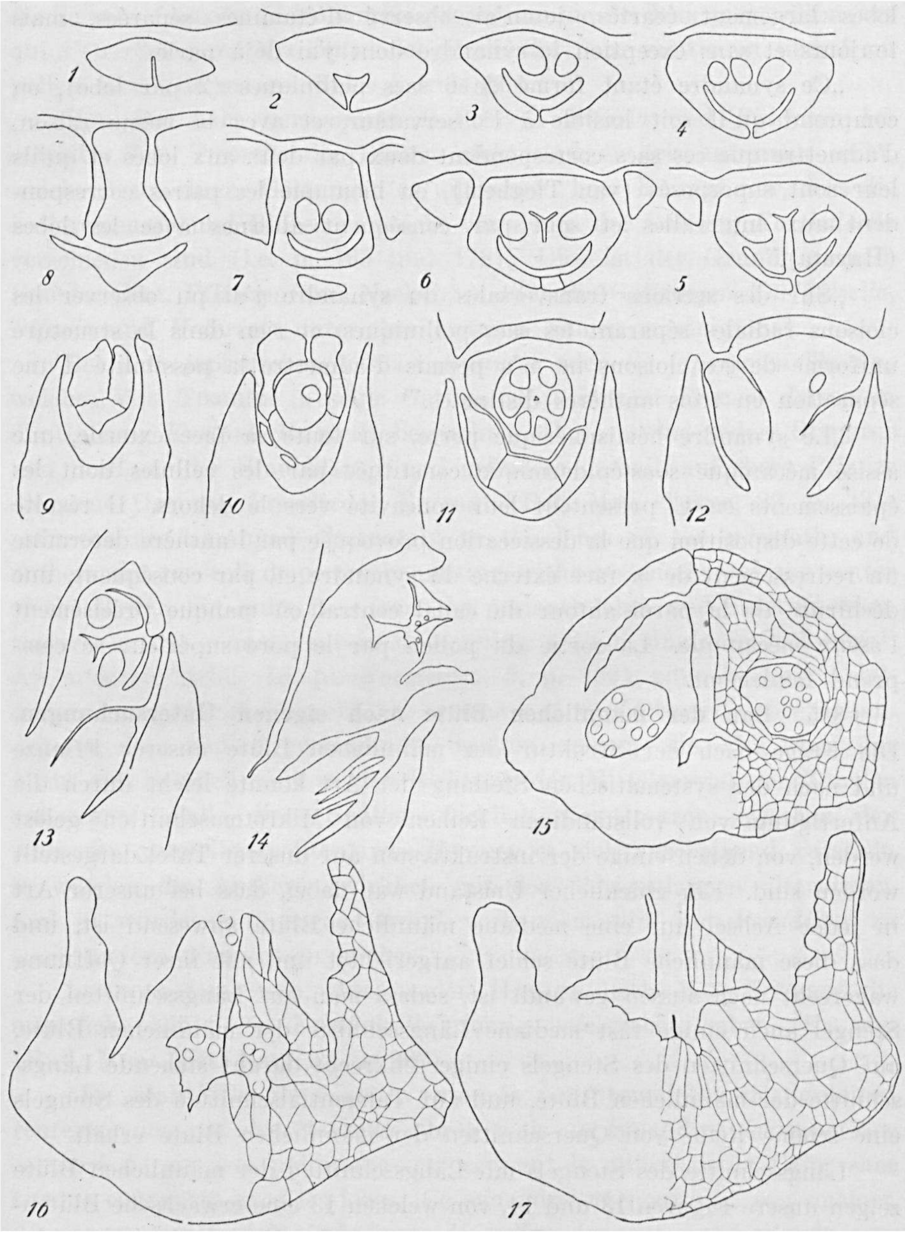
„Sur des sections transversales du synandre j'ai pu observer les cloisons radiales séparant les sacs polliniques, et rien dans la structure uniforme de ces cloisons ne m'a permis d'admettre la possibilité d'une séparation en trois anthères distinctes."

„Le synandre hémisphérique porte, sur toute sa face externe, une assise mécanique sous-épidermique constituée par des cellules dont les épaissements en U présentent leur concavité vers le dehors. Il résulte de cette disposition que la dessiccation provoquée par l'anthère détermine un redressement de la face externe du synandre et, par conséquent, une déchirure de la paroi autour du canal central où manque précisément l'assise mécanique. La sortie du pollen par le pore supérieur se comprend facilement."

§ 5. Bau der männlichen Blüte nach eigenen Untersuchungen. Die Frage nach der Struktur der männlichen Blüte unserer Pflanze und nach der systematischen Stellung der Art konnte leicht durch die Anfertigung von vollständigen Reihen von Mikrotomschnitten gelöst werden, von denen einige der instruktivsten auf unserer Tafel dargestellt worden sind. Ein glücklicher Umstand war dabei, dass bei unserer Art in jeder Achsel nur eine mediane männliche Blüte anwesend ist, und dass diese männliche Blüte schief aufgerichtet und mit ihrer Oeffnung wagerecht nach aussen gewandt ist, sodass man auf Längsschnitten der Stengel auch einige fast mediane Längsschnitte der männlichen Blüte, auf Querschnitten des Stengels einige senkrecht darauf stehende Längsschnitte der männlichen Blüte, und auf Tangentialschnitten des Stengels eine schöne Reihe von Querschnitten der männlichen Blüte erhält.

Längsschnitte des Stengels mit Längsschnitten der männlichen Blüte zeigen unsere Figuren 13 und 14, von welchen 13 eine erwachsene Blütenknospe, 14 eine entstäubte Blüte darstellt. In Figur 13 sind 2 der 6 Antherenfächer getroffen, in Figur 14 sind diese Antherenfächer schon verschwunden und ist die apikale Oeffnung des Synandriums deutlich sichtbar.

Die Figuren 1 bis 8 sind Querschnitte durch einen achselständigen



Korthalsella Dacrydii. Fig. **1—8**, acht Querschnitte durch eine blütentragende Blattachsel (Präp. 446, Reihe E, Schnitte 8, 13, 16, 19, Reihe F, Schnitte 4, 7, 13, 18); **9—12**, vier Tangentialschnitte durch eine blütentragende Achsel (Präp. 416, Reihe B, Schnitt 12 links und 15 links, Reihe C, Schnitt 6 und 11); **13**, Radialschnitt durch eine blütentragende Achsel mit erwachsener männlicher Blütenknospe (Präp. 416,

jungen Blütenstand, dessen männliche Blüte noch nicht geöffnet ist. Die Figuren 1 und 2 gehen durch die 2 hinteren Perigonlappen, 3 bis 7 durch die Antherenfächer, 5 mitten durch das Synandrium, 8 durch den Blütenstiel.

Die Figuren 9 bis 12 sind Tangentialschnitte durch einen Blütenstand und zeigen Querschnitte durch die männliche Blüte. Die Figuren 9 und 10 sind instruktiv für den Bau des Perigons, 11 für die Lage der 6 Antherenfächer und der zentralen Höhle des Synandriums, 12 für die Einpflanzung der Blüte. Die Dreieckigkeit der zentralen Pore in Figur 11 weist darauf hin, dass die Antheren den Perigonlappen superponiert sind.

Die Figuren 15 bis 17 geben weitere Einzelheiten betreffs des Verhaltens der Antherenfächer in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung. Es ist einleuchtend, dass aus so kleinen Fächern mit so kleiner gemeinsamer Ausmündung die verhältnismässig grossen Pollenkörner nicht leicht herauskommen können. Es zeigt sich nun, dass dies durch die Formänderung der Antherenfächer gefördert wird. Während nämlich die nach der Mitte der Blüte gekehrte Wand der Fächer einschrumpft, wölbt sich die Aussenwand empor und drückt den Pollen in die zentrale Höhle. Das Emporwölben der Aussenwand wird durch die Verlängerung der umliegenden Parenchymzellen verursacht. In Figur 15 sind diese Zellen mit Bezug auf das Fach tangential gestreckt, in Figur 16 ungefähr isodiametrisch, in Figur 17 deutlich radial gestreckt.

Aus obigem ist ersichtlich, dass die männliche Blüte unserer Pflanze mit der *Korthalsella*blüte, wie LECOMTE sie beschreibt, fast genau übereinstimmt und dass unsere Pflanze also kein *Arceuthobium,* sondern eine *Korthalsella* ist. Die Umbenennung von *Arceuthobium Dacrydii* RIDLEY zu *Korthalsella Dacrydii* (RIDL.) DANSER hat inzwischen schon an anderer Stelle stattgefunden (Rec. trav. bot. néerl., 31, p. 759).

Die Entdeckung des Auswachsens der Zellen der Antherenfächerwände in der Richtung der apikalen Pore des Synandriums vervollständigt sehr schön, was LECOMTE betreffs der Ursache des Aufspringens der Antherenfächer mitteilt.

Reihe C, Schnitt 12 links); **14**, dasselbe mit geöffneter männlicher Blüte (Präp. 418, Reihe B, letzter Schnitt); **15—17**, Längsschnitte durch männliche Blüten verschiedenen Alters, die Zellen teilweise eingezeichnet, um die Volumzunahme und das Vollwachsen der Antherenfächer zu zeigen; **15**, erwachsene Knospe (Präp. 446, Reihe F, Schnitt 4), **16**, geöffnete Blüte (Präp. 424, Reihe F, Schnitt 17), **17**, entstäubte Blüte, deren Antherenfächer grössenteils von den verlängerten Wandzellen ausgefüllt sind (Präp. 434, Reihe B, Schnitt 11). Fig. 1—14 104 ×, Fig. 15—17 stärker vergrössert.

§ 6. **Bemerkung über die weibliche Blüte.** VAN TIEGHEM beschreibt die weibliche Blüte von *Korthalsella* vollständig (l.c. p. 85—86), und die von ihm beschriebene Struktur ist im allgemeinen für unsere Pflanze als richtig befunden worden. Besonders muss jedoch erwähnt werden, dass in den erhaltenen Präparaten auch die höchst eigentümlichen und merkwürdigen U-förmigen Embryosäcke hier und da sehr deutlich zu erkennen waren, mit dem einen Ende in der zentralen Parenchymmasse des Ovars, mit dem andern in der Fruchtknotenwand gelegen. Diese Uebereinstimmung bestätigt zum Ueberfluss die Zugehörigkeit unserer Pflanze zur Gattung *Korthalsella.* Dies ist darum von besonderer Bedeutung, weil HAYATA dies für seinen *Pseudixus japonicus* bestimmt verneint (Ic. pl. Formos., 5, p. 187, 188).

§ 7. **Zusammenfassung der Resultate.** Als Endresultat unserer Untersuchung ist die Tatsache festzustellen, dass die als *Arceuthobium Dacrydii* von RIDLEY beschriebene Pflanze kein *Arceuthobium,* sondern eine *Korthalsella* ist, wie es die Struktur des Blütenstandes (§ 3), der Blüten (§ 5 und 6) und des Andrözeums (§ 5) der untersuchten Art beweisen; letzteres stimmt mit der Beschreibung, welche LECOMTE gibt, überein, wenn er sagt, das Andrözeum sei aus 3 bilokulären Antheren zusammengestellt, welche so innig miteinander verwachsen sind, dass nicht mehr festzustellen sei, ob wir es mit 3 den Perigonlappen alternierenden oder diesen superponierten Antheren zu tun haben. Die Dreieckigkeit der apikalen Pore in gewissen Querschnitten (§ 5 und Fig. 11) ist jedoch ein von LECOMTE nicht beobachteter Hinweis darauf, dass wir es doch mit den Perigonabschnitten superponierten Antheren zu tun haben und dass in dieser Hinsicht also unsere *Korthalsella* eine richtige Loranthacee ist. Ein weiteres Resultat ist die Entdeckung des Auswachsens der Parenchymzellen der Antherenfächerwände, welche die Herausbeförderung des Pollens aus dem Synandrium zu erklären hilft.

Nach allem ist jedoch noch durchaus nicht klar, woher die Unterschiede in den Beschreibungen des Andrözeums von VAN TIEGHEM, HAYATA und LECOMTE stammen. VAN TIEGHEM war ein ausserordentlich genauer und geübter Beobachter, und es ist kaum anzunehmen, dass er die Verwachsung der Antheren übersehen oder sie zu beschreiben vergessen haben sollte. HAYATA's Beschreibung und Figuren sind so unzweideutig, dass man zwar ihre Interpretierung in Abrede stellen, die ihnen zugrunde liegenden Beobachtungen jedoch kaum bezweifeln kann. LECOMTE behauptet nachdrücklich, dass er kein einziges Mal eine Trennung zwischen den Antheren gefunden habe, welche die Alternanz oder Superposition der Staubfäden sicherstellen würde. Dass er ferner seinen

Beobachtungen die japanische Pflanze nicht ausschliesst, ist daraus ersichtlich, dass er in seiner systematischen Uebersicht unter den Synonymen von *Korthalsella moniliformis* (WIGHT) LEC. (l.c. p. 265) auch *Viscum japonicum* THUNB. erwähnt.

Eine Lösung dieser Frage an der Hand der Literatur ist darum unmöglich, weil weder VAN TIEGHEM noch LECOMTE genau und vollständig erwähnen, welche Materialien ihren Untersuchungen zugrunde lagen. VAN TIEGHEM gibt zwar genau an, welche Pflanze er für die Begründung seiner Gattung *Korthalsella* benutzte, dasselbe unterlässt er aber für seine Gattungen *Bifaria* und *Heterixia*; wir wissen also nicht, ob VAN TIEGHEM je das Andrözeum und die Embryosäcke der allbekannten japanischen Art untersucht hat. Bei LECOMTE, dessen Befunde weitaus am besten mit den unsrigen übereinstimmen, ist die Herkunft des Materials völlig unerwähnt geblieben. Es ist einleuchtend, dass eine weitere vergleichende Untersuchung von Arten aus dieser Verwandtschaft keineswegs überflüssig genannt werden kann.